DOI:10.11931/guihaia.gxzw201811045

青海祁连棱果沙棘自然杂交带三种沙棘光合特性日变化分析

赵一丹, 贾凌云, 张辉, 范宝强, 刘本立, 孙坤*

（西北师范大学生命科学学院，兰州 730070）

摘　要：杂交带是研究物种形成及进化的天然实验室，为探究棱果沙棘自然杂交带三种沙棘的生理生态适应性，在光照充足的 7 月中旬分别测定了该区域三种沙棘雌、雄株的光合特性及相关环境因子的日变化，以期为杂交带的维持机制提供理论依据。结果表明：同种沙棘雌、雄株间光合日变化规律基本一致；不同沙棘光合特性的日变化规律差异主要表现在：中国沙棘（*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*）*Pn* 日变化呈明显的双峰曲线，峰值出现在 *PAR* 和 *Ta* 相对较高的 10:00 和 14:00，最高达到 19.53±5.35 μmol m^{-2} s^{-1}，棱果沙棘（*Hippophae goniocarpa*）和肋果沙棘（*Hippophae neurocarpa* ssp. *neurocarpa*）*Pn* 日变化均呈近双峰曲线，在 *PAR* 和 *Ta* 相对较低的 8:00 和 16:00 有较高的值，最高值分别为 13.43±3.43 和 15.27±2.43 μmol m^{-2} s^{-1}；三种沙棘 *WUE* 与 *Pn* 的日变化规律一致，但中国沙棘具有最高的 *WUE*，达到 6.72±0.95 μmol mmol^{-1}，棱果沙棘和肋果沙棘的 *WUE* 日变化最高分别为 4.03±1.08 和 4.93±0.86 μmol mmol^{-1}；三种沙棘 *Tr*、*Gs*、*Ci* 和 *Ls* 的日变化规律相似，其中 *Gs* 均在 10:00 后一致下降，在 12:00 左右均出现不同程度的气孔关闭的现象，这也是其发生光合午休的主要原因之一；杂交带三种沙棘光合特性日变化差异主要表现在中国沙棘和其它两种沙棘之间，而杂交种棱果沙棘与亲本种肋果沙棘的变化规律基本一致，其 *Pn* 与 *WUE* 可能受到了 *Ta*、*PAR* 和 *RH* 等环境因子的影响。

关键词：杂交带，沙棘属，光合日变化，水分利用效率

中图分类号：Q945.79　　　**文献标志码：**A

Diurnal changes of photosynthetic characteristics of three species of Qinghai Qilian *Hippophae* in the hybrid zone.

ZHAO Yidan, JIA Lingyun, ZHANG Hui, FAN Baoqiang, LIU Benli, SUN Kun*

(*College of Life Sciences*, *Northwest Normal University*, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Hybrid zone is a natural laboratory for studying speciation and evolution. In order to explore the ecophysiological adaptability of three species of seabuchthorn (*Hippophae*), and provide a theoretical basis for the maintenance mechanism of hybrid zone, we measured the relevant environmental factors and diurnal changes in photosynthetic characteristics of female and

基金项目：国家自然科学基金 (31660060,30960029) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660060,30960029)]。

作者简介：赵一丹(1995-)，甘肃陇南人，硕士研究生，从事植物生理生态学研究工作，(E-mail)398451049@qq.com。

***通信作者：**孙坤，博士，教授，主要从事寒旱区植物的系统进化和生物多样性等方面的研究工作，(E-mail)kunsun@nwnu.edu.cn。

male plants of the three seabuchthorn species in Qilian County of Qinghai Province in July. The diurnal variation of photosynthesis between female and male plants of the same species was basically consistent. The differences in the diurnal variation of photosynthetic characteristics of the three seabuchthorn species were mainly reflected in: Diurnal changes of *Pn* in *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* showed a significant bimodal curve, with peak values at 10:00 and 14:00; when *PAR* and *Ta* were higher , and the highest values were 19.53±5.35 μmol m^{-2} s^{-1}. Although the diurnal changes of *Pn* in *Hippophae goniocarpa* and *Hippophae neurocarpa* ssp. *neurocarpa* were all nearly bimodal curve, the higher values at 8:00 and 16:00, when *PAR* and *Ta* were lower, and the highest values were 13.43±3.43 and 15.27±2.43 μmol m^{-2} s^{-1}. *WUE* of the three species of *Hippophae* was consistent with the change of *Pn*, but *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* had a higher *WUE*, which peaked at 10:00 and 14:00, and the highest value was 6.7±0.95 μmol mmol^{-1}. The peak values of *Hippophae goniocarpa* and *Hippophae neurocarpa* ssp. *neurocarpa* were 8:00 and 16:00, and the highest values were 4.03±1.08 and 4.93±0.86 μmol mmol^{-1}. The diurnal changes of *Tr*, *Gs*, *Ci* and *Ls* of the three species of *Hippophae* were similar. *Gs* decreased uniformly after 10:00 among them, and there were different degrees of stomatal closure at around 12:00, which was one of the causes of leaf photosynthetic depression in midday. In diurnal changes of photosynthesis, *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* was significantly different from others, *Hippophae goniocarpa* showed similar change trend with *Hippophae neurocarpa* ssp. *neurocarpa*, and its *Pn* and *WUE* may be affected by environmental factors such as *Ta*, *PAR* and *RH*.

Key words: hybrid zone, *Hippophae*, diurnal change of photosynthesis, water use efficiency

杂交是植物种群的进化动力（Barton，2010），自然杂交产生的杂交带（Hybrid zone）是指由已分化的物种再次接触后交叉繁殖而产生杂交种的分布区域（Arnold，1997）。杂交带作为研究遗传结构、生殖隔离机制以及物种形成和进化等的天然实验室，一直是备受关注的焦点（Hewitt，1988），它的维持依靠内源选择（endogenous selection）即杂交个体的基因型的选择（Barton，1985）和外源选择（exogenous selection）即环境因素影响的共同作用（Moore，1977；Arnold，1996）。因此，自然杂交带内杂交个体的适合度受基因型-生境共同效应的影响（Kimball & Campbell，2009）。Johnston et al.（2003）认为，适合度表现在生活史的各个方面，如种子萌发和幼苗生长阶段、营养生长阶段、繁殖阶段等。有研究表明，植物的生理特征（如光合特性、幼苗生长、叶绿素含量等）也可以反映杂交后代与亲本种的适合度（Campbell et al.，2005；Kimball & Campbell，2009； Donovan et al.，2010）。植物的光合特性不仅受到温度、空气、光照等外界条件的影响，而且受植物本身遗传特性所制约（姜武等，2007；仲启铖等，2014；邹长明等，2015）。在自然环境中，研究杂交后代与亲本种光合特性的日变化规律，对探讨其光合生理适合度有重要意义。

近年来，对 ITS、cpDNA trnS-G 及 trnL-F 等序列的分析已证明了棱果沙棘（*Hippophae goniocarpa*）是由同域分布的中国沙棘（*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*）和肋果沙棘（*Hippophae neurocarpa* ssp. *neurocarpa*）同倍化杂交形成的（Sun et al，2003；张辉，2005；杜玉娟，2008；蒋严妃等，2014）。现已从种子萌发、保护酶活性、克隆结构和克隆多样性等方面探究了棱果沙棘及其亲本种的适合度（唐洁涓，2009；江龙龙，2013）。然而，在自然杂交带中，三种沙棘的光合特性有什么不同？本研究以青海省祁连县棱果沙棘自然杂交带的三种沙棘作为研究材料，测定了其光合特性和相关环境因子的日变化，旨在从光合生理的

角度为自然杂交带三种沙棘的生理生态适应性提供依据，同时为沙棘杂交带的维持机制提供理论依据。

1. 研究地区与方法

1.1 研究地区自然概况

研究区位于青海省海北藏族自治州祁连县（100°24′ E，38°9′ N，海拔 3 020 m），属于高寒半干旱、半湿润山地森林草原气候，年平均气温 0.7 ℃，1 月平均气温 -13.1 ℃，7 月平均气温 10 ~ 14 ℃；年降水量 435.5 mm，降水主要集中在 5—9 月，多以暴雨形式出现，占全年降水的 88.6%。

沙棘灌丛在该区域为主要分布植被，中国沙棘和肋果沙棘在河漫滩沙棘灌丛中混杂分布，属于群落共建种和优势种，并在该区域杂交形成了棱果沙棘自然杂交带。

1.2 材料与方法

以青海祁连县棱果沙棘自然杂交带（日旭村河滩）中的中国沙棘、肋果沙棘及其杂交种棱果沙棘为研究材料，分别随机选取树龄一致、生长旺盛的雌、雄各 3 株，于 2017 年 7 月中旬，在晴朗无风光照充足的天气，采用便携式光合作用测定系统（TPS-2, PP system, UK）测定三种沙棘不同方位冠层外侧成熟壮叶的光合参数，测定选用自然光源，每次测定 3 个重复，从 8:00—18:00 每隔 2 h 测定 1 次，连续测 3 d。为避免仪器遮挡和光源差异较大引起的误差，测定时使叶室与自然光线垂直。

测定三种沙棘的光合特性参数包括：净光合速率 *Pn* (net photosynthetic rate)、蒸腾速率 *Tr* (transpiration rate)、气孔导度 *Gs* (stomatal conductance) 及胞间 CO_2 浓度 *Ci* (intercellular CO_2 concentration)；瞬间水分利用效率 *WUE* (water use efficiency)，计算公式为 $WUE=Pn/Tr$；气孔限制值 *Ls* (stomatal limiting value)，计算公式为 $Ls=1-Ci/Ca$；同步测定光合有效辐射 *PAR* (photosynthetically active radiation)、空气相对湿度 *RH* (air relative humidity)、空气 CO_2 浓度 *Ca* (air CO_2 concentration) 及空气温度 *Ta* (air temperature) 等环境因子。

1.3 数据处理

实验数据利用 Excel 和 Origin8 数据处理软件进行整理分析和绘图；利用 SPSS20.0 统计分析软件对环境因子间进行相关性分析并进行显著性检验，采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 比较不同数据组间的差异 (P=0.05)。实验数据用平均值±标准差表示。

2. 结果与分析

2.1 环境因子日变化

研究区主要环境因子的日变化如图 1 所示，从早晨 8:00 到下午 18:00，*PAR* 与 *Ta* 呈先增后减的趋势（图 1:**a**），该区域光照强度较大，*PAR* 在中午 12:00 的峰值达到 2 136.5±116.83 μmol m^{-2} s^{-1}，Ta 相对于 *PAR* 有时滞效应，在 14:00 达到峰值，为 30.87 ±0.5 ℃，相关性分析显示（表 1），*PAR* 与 *Ta* 呈现显著的正相关（$P<0.05$）。

Ca 与 *RH* 的日变化曲线均呈“V”型（图 1:**b**），前者在 12:00 达到最低，为 420.5±12.5 μmol mol^{-1}，之后上升幅度较小，植物光合吸收 CO_2 是 *Ca* 降低的一个重要原因；在该区域，由于七月中旬降雨频繁，*RH* 值较高，一天内于 14:00 达到最低，为 41.42±1.47%。它们与 *Ta* 的变化关系密切，呈极显著负相关。

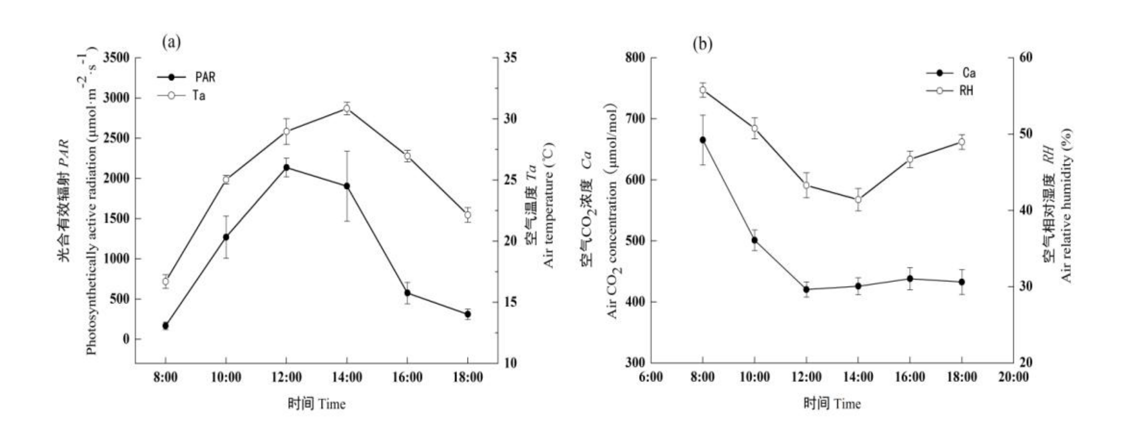


图 1　环境因子日变化及标准差

Fig.1 Diurnal changes of environmental factors

表 1　各环境因子之间相关分析

Table1 Correlation analysis among environmental factors

	光合有效辐射 *PAR* Photosynthetically active radiation (μmol·m^{-2} s^{-1})	空气温度 *Ta* Air temperature (℃)	空气相对湿度 *RH* Air relative humidity (%)
空气温度 *Ta* Air temperature (℃)	0.832*		
空气相对湿度 *RH* Air relative humidity (%)	-0.782	-0.951**	
空气 CO_2 浓度 *Ca* Air CO_2 concentration (μmol mol^{-1})	-0.539	-0.838*	0.864*

注：* *P*＜0.05；** *P*＜0.01。

Note: * *P*＜0.05; ** *P*＜0.01.

2.2　三种沙棘光合特性的日变化

2.2.1　三种沙棘净光合速率的日变化

三种沙棘净光合速率（*Pn*）日变化呈双峰或近双峰曲线，其峰值有所不同（图 2），中国沙棘 *Pn* 在 10:00 和 14:00 出现峰值，最高达到 19.53±5.35 μmol m^{-2} s^{-1}，棱果沙棘和肋果沙棘 *Pn* 的变化趋势大致相同，均在 8:00 和 16:00 出现较高的值，棱果沙棘 *Pn* 最大值为 13.43±3.43 μmol m^{-2} s^{-1}，肋果沙棘 *Pn* 的最大值为 15.27±2.43 μmol m^{-2} s^{-1}。相同种雌、雄株之间的变化规律基本相似。

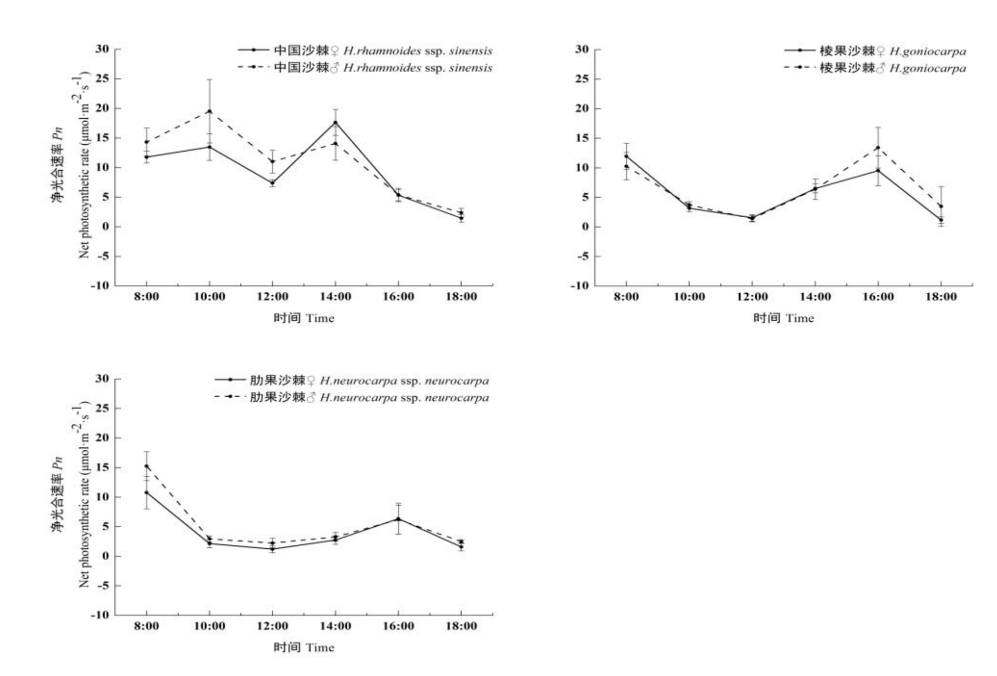


图 2　三种沙棘净光合速率（*Pn*）日变化

Fig.2 Diurnal changes of net photosynthetic rate of three species of *Hippophae*

2.2.2　三种沙棘蒸腾速率和气孔导度的日变化

三种沙棘 *Tr* 与 *Pn* 的变化趋势相似（图 3）。中国沙棘 *Tr* 在 10:00 和 16:00 出现峰值，棱果沙棘 *Tr* 在 8:00 和 16:00 出现较高值，肋果沙棘雌、雄株 *Tr* 日变化的第二个峰值有所不同，雄株在 14:00 出现峰值，雌株在 16:00 出现峰值。中国沙棘、棱果沙棘、肋果沙棘 *Tr* 一天内的变化范围分别为 2.08±0.16~3.21±0.29 mmol m^{-2} s^{-1}、2.27±0.13~3.29±0.20 mmol m^{-2} s^{-1}、1.8±0.35~3.2±0.12 mmol m^{-2} s^{-1}。

三种沙棘的 *Gs* 变化趋势一致，都在 8:00—10:00 较大，之后急剧下降，12:00 后保持较低水平，变化波动小（图 4）。

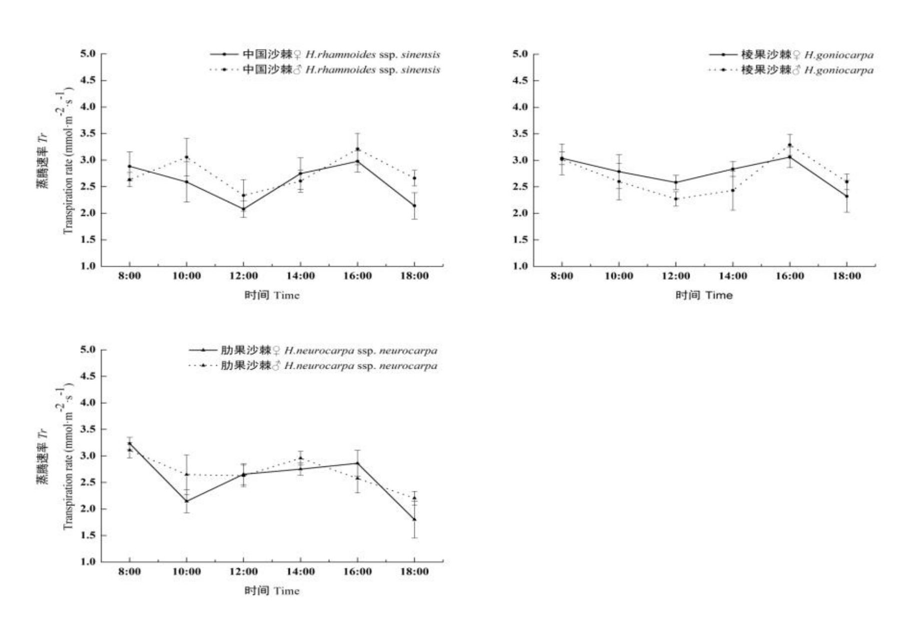


图 3　三种沙棘蒸腾速率（*Tr*）日变化

Fig.3 Diurnal changes of transpiration rate of three species of *Hippophae*

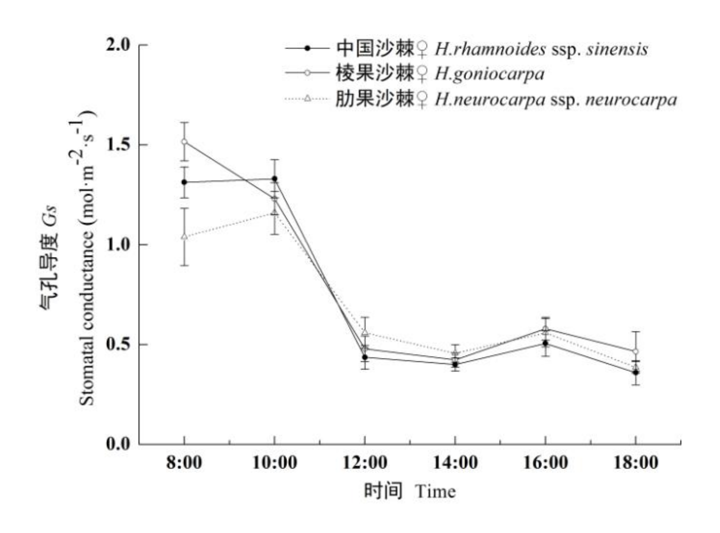


图 4　三种沙棘气孔导度（*Gs*）日变化

Fig.4 Diurnal changes of stomatal conductance of three species of *Hippophae*

2.2.3　三种沙棘胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的日变化

图 5 表明，三种沙棘 *Ci* 均在早晨 8:00 的值最高，在中午 12:00 达到最低，值在 360~620 μmol·mol^{-1} 的范围内，此后稍有回升，但幅度不大。

三种沙棘的 *Ls* 变化趋势大致相同（图 6），均在 12:00 达到最大值。此外，中国沙棘在 8:00 的 *Ls* 值较大，而在此之后的 *Ls* 值都小于另外两种沙棘。

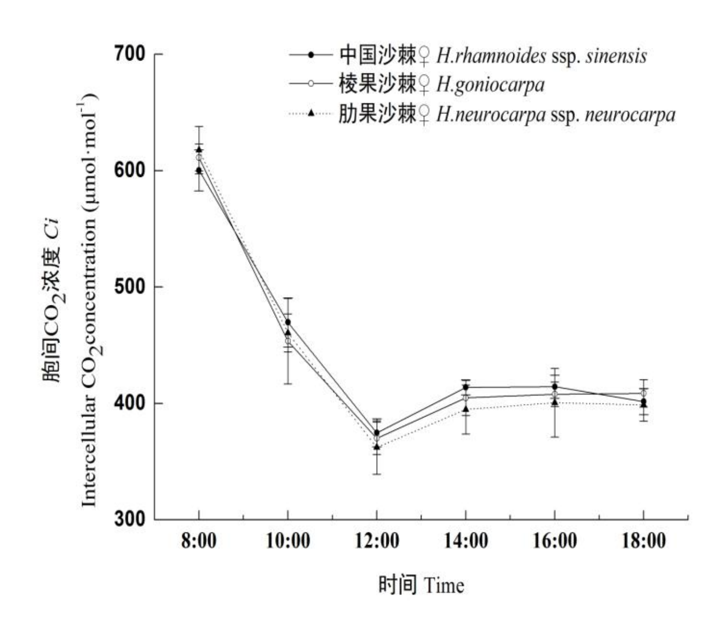


图 5　三种沙棘胞间 CO_2 浓度（*Ci*）日变化

Fig.5 Diurnal changes of intercellular CO_2 concentration of three species of *Hippophae*

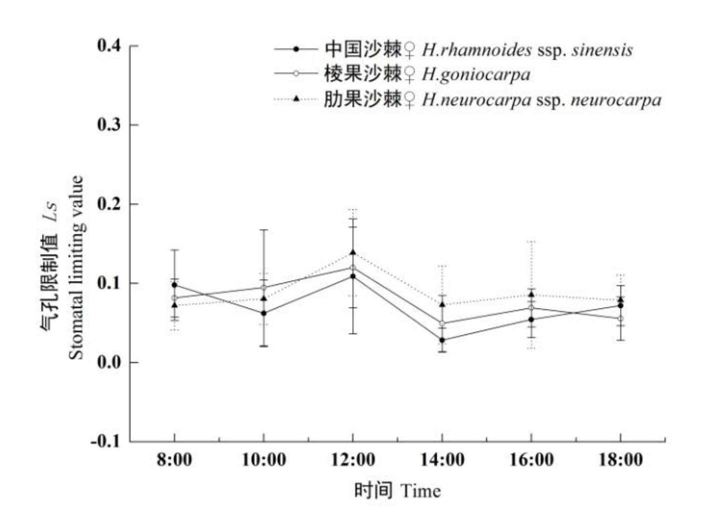


图 6　三种沙棘气孔限制值（*Ls*）日变化

Fig.6 Diurnal changes of Stomatal limiting value of three species of *Hippophae*

2.2.4　三种沙棘水分利用效率日变化

三种沙棘的 *WUE* 均呈双峰曲线（图 7），与 *Pn* 变化曲线相似，中国沙棘峰值出现在 10:00 和 14:00，棱果沙棘和肋果沙棘在 8:00 和 16:00 的值较高。前者的 *WUE* 值与后两者有极显著差异（$P<0.01$），其最大值为 6.72±0.95 μmol mmol^{-1}，棱果沙棘和肋果沙棘 *WUE* 最大值分别为 4.03±1.08 μmol mmol^{-1}、4.93±0.86 μmol mmol^{-1}。

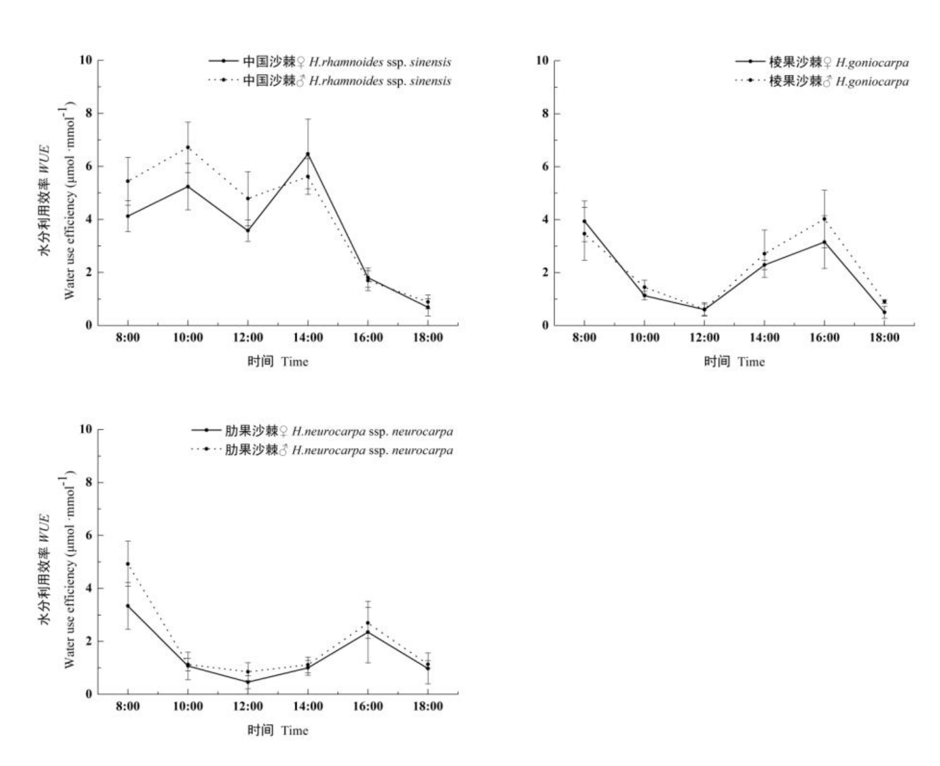


图 7　三种沙棘水分利用效率（*WUE*）日变化

Fig.7 Diurnal changes of water use efficiency of three species of *Hippophae*

3 讨论

3.1 三种沙棘的光合特性

光合作用是植物十分复杂的内部生理过程，环境因子对植物的光合生理特性具有显著影响，不同植物也表现出不同的光合特性（韦兰英等，2010；叶子飘等，2016）。光合速率可以反映植物光合作用的强度，是衡量光合作用的重要指标。相关研究表明，植物净光合速率的日变化曲线形态有单峰型、双峰型、平坦型和不规则型等多种（王爱民等，2000）。本文研究表明，三种沙棘不同性别之间的光合特性日变化规律均大致相同，但不同沙棘光合特性参数的日变化规律有所差异。

三种沙棘净光合速率日变化曲线均为双峰型曲线或近双峰型曲线，表现出一定的光合午休现象，但中国沙棘与棱果沙棘和肋果沙棘有明显不同（图 2）。中国沙棘在 *PAR* 较高的 10:00（1270.83±263.93 μmol m^{-2} s^{-1}）和 14:00（1905.00±435.07 μmol m^{-2} s^{-1}）（图 1），有较高的 *Pn*（19.53±5.35 μmol m^{-2} s^{-1}）和 *WUE*（6.72±0.95 μmol $mmol^{-1}$）（图 7），较低的 *Ls*（图 6），说明其在较高 *PAR* 和较高 *Ta* 下能更好的利用光能；棱果沙棘和肋果沙棘的 *Pn* 和 *WUE* 日变化均呈近双峰型曲线（图 1 和图 7），在 *PAR* 相对较低的 8:00（169.33±45.7 μmol m^{-2} s^{-1}），已有较高的 *Pn* 值。由于晚上较高的呼吸作用积累了较多的 CO_2，此时 *Ca* 达到（665.5±40.86 μmol mol^{-1}），同时棱果沙棘和肋果沙棘也表现出较高的 *Gs* 和 *Ci*，是该时刻 *Pn* 值较大的原因，此后随着光合作用对 CO_2 的消耗，*Ci* 逐渐降低，但其 Pn 值和 WUE 仍然低于中国沙棘，说明其光合能力和水分利用效率在一定程度上受到了 *PAR* 和 *Ta* 的限制。

气孔是植物与外界进行气体交换的重要通道，*Gs* 的变化直接影响植物的 Pn 和 *Tr*（赵顺等，2014）。杂交带的三种沙棘表现出基本一致的 *Gs* 日变化（图 4），在 8:00~10:00 的值都很高，而在此之后骤降，在 12:00 左右均出现不同程度的气孔关闭的现象。三种沙棘 *Ci* 的日变化规律也相似（图 5），在 12:00 前呈下降趋势（图 5），同时 *Ls* 均有所升高（图 6），但其值变化并不明显，基本在 0.1 左右浮动，因此 *Pn* 值在中午的下降不仅受到气孔因素的限制，同时也受到其他因素的影响。

从整体来看，中国沙棘具有最高的 *Pn* 和 *WUE*，棱果沙棘和肋果沙棘的 *Pn* 与 *WUE* 较低。靳甜甜（2011）等人对黄土高原中国沙棘光合特性日变化的研究，发现其在光照充足、温度和空气湿度较高的环境下，有更高的 *Pn* 和 *WUE*，这可能反映了分布在高海拔寒冷条件下的棱果沙棘和肋果沙棘的 *Pn* 与 *WUE* 受到了 *Ta*、*PAR* 和 *RH* 等环境因子的影响。

3.2 三种沙棘的生理适合度

亲本及杂种后代在光合特性方面的差异不仅与自身遗传特性相关，也受到环境的影响。研究光合速率和水分利用效率对揭示植物的生理适合度有着重要的意义（Donovan & Ehleringer，1994；Arntz & Delph，2001）。Campbell et al.（2005）通过对*Ipomopsis*亲本及杂交后代的光合速率和水分利用效率的比较研究，分析了杂种和亲本的生理适合度，发现杂种在自然条件下的瞬时水分利用效率具有杂种优势，在干旱环境中表现出高存活率且占据了新的生境。本文结果显示，在自然杂交带上，亲本种中国沙棘的*Pn*和*WUE*最高，且在一天内温度较高时达到峰值，而杂交种棱果沙棘在光合生理方面并未表现出高水分利用效率的杂种优势，其变化规律与肋果沙棘相似，它们在一天内温度较低时，表现出较高的*Pn*与*WUE*，这反映了肋果沙棘和棱果沙棘在高海拔环境下具有更好的生理生态适应性。杂交带理论认为，杂交带的维持取决于内源选择和外源选择的共同作用（Schweitzer，2002）。研究表明，

肋果沙棘和棱果沙棘分别分布在海拔27 00 ~ 4 300 m和2 700 ~ 3 100 m的环境，杂交种棱果沙棘具有和亲本肋果沙棘相似的光合生理特性去适应高海拔环境，但并未表现出比亲本更高的生理适应性去占据新的生境（外源选择），这可能为杂交带的维持机制提供理论依据。另外，Schierenbeck et al.（1993）指出，高*Pn*和高*WUE*通常被作为植物生存和广泛分布能力强弱的表征。三种沙棘中，中国沙棘在海拔较低的地区（400 ~ 3 100 m）分别广泛，占据了相对较宽的生态位，其*Pn*与*WUE*也明显高于肋果沙棘和棱果沙棘。

参考文献：

ARNOLD ML, 1996. Natural hybridization and introgression [M]. Princeton: Princeton University Press.

ARNOLD ML, 1997. Natural hybridization and evolution [M]. Oxford, UK: Oxford University Press.

ARNTZ MA, DELPH LF, 2001. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations [J]. Oecologia, 127(4): 455-467.

BARTON NH, HEWITT GM, 1985. Analysis of hybrid zones [J]. Ann Rev Ecol Syst, 16(1): 113-148.

BARTON NH, 2010. The role of hybridization in evolution [J]. Molec Ecol, 10(3): 551-568.

CAMPBELL DR, GALEN C, Wu CA, 2005. Ecophysiology of first and second generation hybrids in a natural plant hybrid zone [J]. Oecologia, 144(2): 214-225.

DONOVAN LA, EHLERINGER JR, 1994. Potential for selection on plants for water-use efficiency as estimated by carbon isotope discrimination [J]. Am J Bot, 81(7): 927-935.

DONOVAN LA, ROSENTHAL DR, SANCHEZ-VELENOSI M, et al., 2010. Are hybrid species more fit than ancestral parent species in the current hybrid species habitats? [J]. J Evol Biol, 23(4): 805–816.

DU YJ, 2008. The phenotype and molecular evidence of natural cross and hybrid zone between *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* and *Hippophae neurocarpa* ssp. *neurocarpa* [D]. Lanzhou: Northwest Normal University. [杜玉娟，2008. 中国沙棘与肋果沙棘间自然杂交和杂交带的表型及分子证据 [D]. 兰州：西北师范大学.]

HEWITT GM, 1988. Hybrid zones - Natural laboratories for evolutionary studies [J]. Trends Ecol Evol, 3(7): 158-167.

JIANG LL, 2013. The clone structure and clone reproductive fitness of hybrids and their parents of natural hybrid zone in *Hippophae goniocarpa* ssp.*goniocarpa* [D]. Lanzhou: Northwest Normal University. [江龙龙，2013. 棱果沙棘自然杂交带杂种和亲本居群的克隆结构和克隆繁育适合度比较研究 [D]. 兰州：西北师范大学.]

JIANG W, JIANG WB, LI ZG, 2007. Advance of researches on germplasm differences and genetic expression of photosynthetic traits in horticultural crops [J]. Nonwood For Res, 25(4): 102-108. [姜武，姜卫兵，李志国，2007. 园艺作物光合性状种质差异及遗传表现研究进展 [J]. 经济林研究，25(4)：102-108.]

JIANG YF, YAN R, SU X, et al., 2014. Molecular evidence for bidirectional hybrid origin and *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* as the mainly maternal plant of the diploid hybrid *Hippophae goniocarpa* (Elaeagnaceae) [J]. Bull Bot Res, 34(1): 32-36. [蒋严妃，严容，苏雪，等，2014. 二倍体杂交种棱果沙棘双向杂交起源及其母本主要来源于中国沙棘的分子证

据 [J]. 植物研究，34(1)：32-36.]

JIN TT, FU BJ, LIU GH, et al., 2011. Diurnal changes of photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* and the relevant environment factors at different slope locations [J]. Acta Ecol Sin, 31(7): 1783-1793. [靳甜甜，傅伯杰，刘国华，等，2011. 不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子 [J]. 生态学报，31(7)：1783-1793.]

JOHNSTON JA, ARNOLD ML, DONOVAN LA, 2003. High hybrid fitness at seed and seedling life history stages in *Louisiana irises* [J]. J Ecol, 91(3): 438-446.

KIMBALL S, CAMPBELL D, 2009. Physiological differences among two *Penstemon* species and their hybrids in field and common garden environments [J]. New Phytol, 181(2): 478-488.

MOORE WS, 1977. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates [J]. Quart Rev Biol, 52(3): 263-277.

SCHIERENBECK KA, MARSHALL JD, 1993. Seasonal and diurnal patterns of photosynthetic gas-exchange for *Lonicera-Sempervirens* and *L-Japonica* (Caprifoliaceae) [J]. Amer J Bot, 80(11): 1292-1299.

SCHWEITZER JA, MARTINSEN GD, WHITHAM TG, 2002. Cottonwood hybrids gain fitness traits of both parents: a mechanism for their long-term persistence? [J]. Am J Bot, 89(6): 981-990.

SUN K, MA RJ, CHEN XL, et al., 2003. Hybrid origin of the diploid species *Hippophae goniocarpa* evidenced by the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear rDNA [J]. Belgian J Bot, 136(1): 91-96.

TANG JJ, 2009. The fitness analysis of hybrids and parental species of *Hippophae goniocarpa* hybrid zone [D]. Lanzhou: Northwest Normal University. [唐洁涓，2009. 棱果沙棘自然杂交带亲本与杂交后代的适应性分析 [D]. 兰州：西北师范大学.]

WANG AM, LIU ZX, ZU YG, 2000. Daily course of photosynthesis in seedlings of natural birch [J]. J Shanghai Univ, 4(1): 202-205. [王爱民，刘志学，祖元刚，2000. 天然白桦种苗光合作用日进程 [J]. 上海大学学报，4(1)：202-205.]

WEI LY, ZENG DJ, ZHANG JL, et al., 2010. The photosynthetic characteristics of four forage grasses in Karst rock desertification arease [J]. Acta Pratacul Sin, 19(3): 212-219. [韦兰英，曾丹娟，张建亮，等，2010. 岩溶石漠化区四种牧草植物光合生理适应性特征 [J]. 草业学报，19(3)：212-219.]

YE ZP, HU WH, YAN XH, et al., 2016. Photosynthetic characteristics of different plant species based on a mechanistic model of light-response of photosynthesis [J]. Chin J Ecol 35(9): 2544-2552. [叶子飘，胡文海，闫小红，等，2016. 基于光响应机理模型的不同植物光合特性 [J]. 生态学杂志 ，35(9)：2544-2552.]

ZHANG H, 2005. Origin of isoploid hybridization of *Hippophae goniocarpa*: evidence from chloroplast genomes and nuclear genomes [D]. Lanzhou: Northwest Normal University. [张辉，2005. 棱果沙棘的同倍体杂交起源：来自叶绿体基因组和核基因组的证据 [D]. 兰州：西北师范大学.]

ZHAO S, HUANG QX, LI YL, et al., 2014. Effects of shading treatments on photosynthetic characteristics of *Juniperus sabina* Ant. seedlings [J]. Acta Ecol Sin, 34(8): 1994-2002. [赵顺，黄秋娴，李玉灵，等，2014. 遮荫处理对臭柏幼苗光合特性的影响 [J]. 生态学报，34(8)：1994-2002.]

ZHONG QC, WANG JT, ZHOU JH, et al., 2014. Effects of water table manipulation on leaf

photosynthesis, morphology and growth of *Phragmites australis* and *Imperata cylindrica* in the reclaimed tidal wetland at Dongtan of Chongming Island, China [J]. Chin J Appl Ecol, 25(2): 408-418. [仲启铖，王江涛，周剑虹，等，2014. 水位调控对崇明东滩围垦区滩涂湿地芦苇和白茅光合、形态及生长的影响 [J]. 应用生态学报，25(2)：408-418.]

ZOU CM, WANG YQ, LIU Y, et al., 2015. Responses of photosynthesis and growth to weak light regime in four legume species [J]. Chin J Plant Ecol, 39(9): 909-916. [邹长明，王允青，刘英，等, 2015. 四种豆科作物的光合生理和生长发育对弱光的响应 [J]. 植物生态学报，39(9)：909-916.]